Mikrosporidieparasitism hos insekter med exempel från släktet Amblyospora

RONNY LARSSON

Larsson, R.: Mikrosporidieparasitism hos insekter med exempel från släktet *Amblyospora*. [Microsporidia as insect parasites, exemplified by the genus *Amblyospora*.] – Ent. Tidskr. 106: 53–64. Uppsala, Sweden 1985. ISSN 0013-886x.

The paper gives a short account of the morphology and development of microsporidia. Variations in developmental cycles and transmission of the parasites are discussed with examples taken from *Amblyospora* species parasitic in caddisflies and mosquitoes.

R. Larsson, Dept. of Zoology, University of Lund, S-223 62 Lund, Sweden.

Inledning

Insekterna, djurrikets artrikaste klass, har koloniserat praktiskt taget alla livsmiljöer. Genom artrikedom och stora variationer i levnadssätt har insekter kommit att utgöra målgrupp för en mångfald patogener och parasiter. Vid närmare studium finner man i allmänhet att varje insektspopulation är en provkarta på sjukdomsalstrare. Till de vanligast förekommande insektsparasiterna hör mikrosporidier, en grupp av encelliga djur.

Mikrosporidierna som numera betraktas som en egen stam, Microspora, är sporbildande protozoer. De är i alla utvecklingsstadier encelliga, även om äldre litteratur ibland hävdar annorlunda, och de lever intracellulärt i andra djurs vävnader. Sporen, utvecklingscykelns slutstation, är det enda stadium man kan påträffa fritt i naturen. Mikrosporidier har aldrig flageller eller cilier eftersom de aldrig rör sig i det fria. De saknar även mitokondrier och pulserande vakuoler, viktiga organeller för frilevande organismer, men onödiga för intracellulära parasiter.

Hos en mikrosporidieinfekterad insekt påträffad i naturen förekommer parasiten som regel i sporulerat tillstånd. Sporen är utvecklingscykelns minst känsliga stadium. Som spor överlever parasiten torka och frost och som spor sprides den från en värdgeneration till nästa. Även om formrikedomen är stor, har flertalet mikrosporidier mer eller mindre ovala sporer (Fig. 1A) och deras längd ligger vanligtvis i intervallet 3–8 μm (1 mm = 1 000 μm). Det fordras alltså mikroskop för att kunna se dem. Sporen är det enda utvecklingsstadium som säkert kan identifieras som en mikrosporidie. Yngre stadier liknar ungdomsstadier av andra protozoer, åtminstone sedda genom ett vanligt ljusmikroskop.

Mikrosporidier kan parasitera alla djurgrupper, men de är ofta rätt artspecifika, så att varje mikrosporidieart endast angriper en eller ett litet antal besläktade värddjursarter. Idag känner vi ungefär 800 namngivna mikrosporidiearter, grupperade i 74 släkten, vilket endast är en bråkdel av det verkliga artantalet. Majoriteten är insektsparasiter.

Enligt nuvarande uppfattning av mikrosporidiernas systematik omfattar familjen Amblyosporidae tre släkten, sammanlagt med 40 namngivna arter: *Amblyospora* (26 arter), *Hyalinocysta* (2) samt *Parathelohania* (12). Bortsett från *A. amphipodae* som parasiterar en sötvattenslevande märlkräfta, är arterna exklusiva insektsparasiter, bundna till vattenmiljö. Flertalet utvecklas hos tvåvingar, med alldeles speciell förkärlek för stickmyggor. Släktet *Parathelohania* förekommer endast hos stickmyggor. Genom att så många arter angriper de för människan harmfulla stickmyggorna, kring vilka det forskas intensivt, är detta den i särklass bäst undersökta mikrosporidiefamiljen. Intresset har framför allt koncentrerats till släktet *Amblyospora*, där raffinemanget i den biologiska kopplingen mellan parasiten och dess värd

avslöjar en långtgående samevolution mellan mikrosporidien och stickmyggan.

Syftet med dessa rader är att presentera mikrosporidierna, en av insekternas viktigaste parasitgrupper, för en entomologiskt intresserad publik. Exemplen är hämtade från släktet *Amblyospora*, dels för att dessa tillhör de bäst kända mikrosporidierna, men också för att de är vanliga insektsparasiter även i vårt land. För den som vill veta mer än vad som framgår av dessa korta glimtar, hänvisas till de båda volymer i serien "Comparative Pathobiology" som ägnats mikrosporidierna (I–II, 1976–77). Då bör noteras, att mycket av det vi vet om t ex *Amblyospora*-arternas biologi avslöjats efter deras publicering, samt att mikrosporidiernas systematik på flera punkter radikalt förändrats. För svenskspråkig publik har mikrosporidier behandlats i två korta artiklar (Larsson 1979, 1983). I den senare finns bl a bestämningsnycklar till släktnivå och beskrivning av undersökningsmetodik.

Förkortningar använda i figurerna

AD	fästapparat
D	diplokaryon
EL	exosporens skiktade basallager
EN	endospor
EX	exospor
F	fri spor
M	merogoni
MZ	merozoit
N	kärna
O	oktospor
P	plasmamembran
PF	poltråd
PM	pansporoblastmembran
PP	polaroplast
S	spor
SG	sporogoni
SP	sporoplasm
V	vakuol

Sporen – mikrosporidiens kännemärke

Mikrosporidiernas sporer har en mycket kraftig vägg, som regel uppbyggd av tre skikt (Fig. 1B). Ytterskiktet, exosporen, är måttligt tjockt och vanligtvis homogent. Mellanlagret, den kitinhaltiga endosporen, är sporväggens tjockaste skikt. Innerst finns plasmamembranen, en tunn elementarmembran. Det unika för mikrosporidiesporen är en sinnrikt konstruerad infektionsapparat, utan motsvarighet hos andra protozoer. Den består av tre delar: poltråd, polaroplast och bakre vakuol.

Poltråden (Fig. 1A) är inte en massiv tråd, utan en lång slang. Den fäster i sporens framända vid en komplicerad fästapparat och sträcker sig mot sporens bakvägg. Eftersom poltråden hos flertalet mikrosporidier är betydligt längre än sporen, måste den ligga hoprullad för att rymmas. Som regel går den rakt bakåt i sporens främre hälft och i den bakre hälften ligger slingorna tätt intill sporväggen, ofta i flera skikt. Tvärsnitt genom poltråden visar ett stort antal koncentriska lager (Fig. 1C) – den är konstruerad som ett teleskop. Hos majoriteten av mikrosporidierna är poltråden jämntjock, isofilar (Fig. 5B), men ett mindre antal släkten karakteriseras bl a av att deras poltråd är tvärt hopknipen, så att framändan är bredare än bakändan, anisofilar poltråd (Fig. 1C).

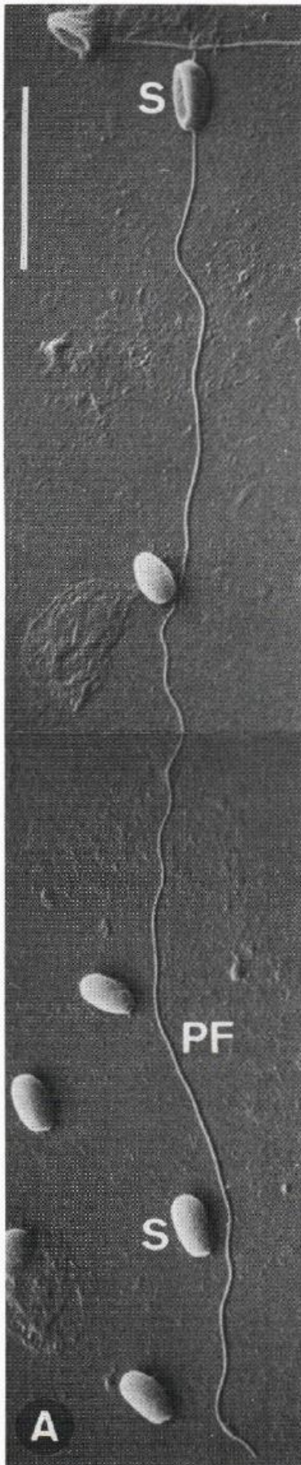
Polaroplasten (Fig. 1B) är en samling säckar, avgränsade av elementarmembraner. De omger den raka delen av poltråden och fyller ut sporens framända, ofta ända till mitten. De är som regel koncentriska kring poltråden, tätt packade längst fram, vidare och mer oregelbundet arrangerade längre bak. Elementarmembranerna står i förbindelse med den elementarmembran som bildar poltrådens ytterskikt.

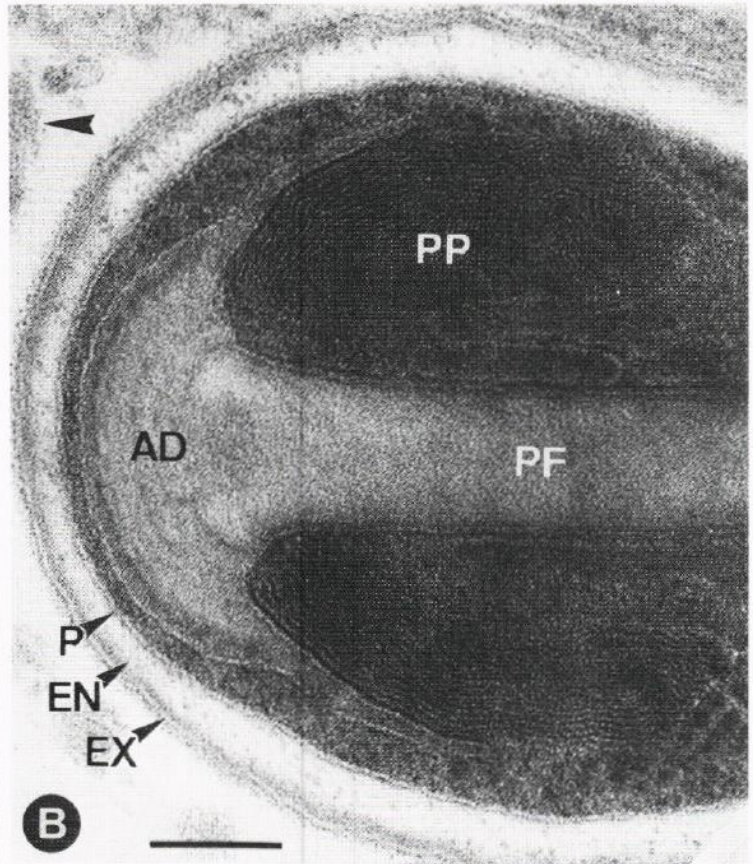
Den bakre vakuolen (Fig. 5B) är ett membranavgränsat hålrum längst bak i sporen. Den varierar i storlek mellan olika mikrosporidiearter och kan saknas.

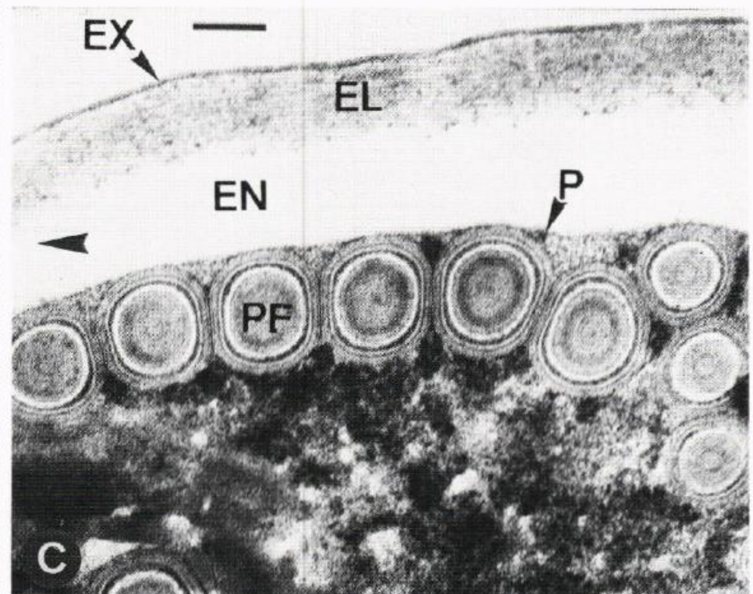
Strax bakom sporens mitt ligger den generativa komponenten: en eller två kärnor omgivna av en tät cytoplasma (Fig. 5B).

Fig. 1. – Flertalet mikrosporidiesporer har oval form. Från den hopsjunkna sporen har poltråden skjutits ut. – B. Framända av en längssnittad mikrosporidiespor. I sporväggen syns de tre lagren: exospor, endospor och plasmamembran. Poltråden utgår från en komplicerad fästapparat. Polaroplastens membranavgränsade säckar omsluter poltrådens framända. – C. Detalj av en längssnittad *Amblyospora*-spor. Exosporen är tvåskiktad med ett undre lamellärt parti, och poltråden är anisofilar, med tjocka främre slingor och tunnare bakre. I de tvärsnittade poltrådsslingorna syns den teleskopiska uppbyggnaden. Pilar riktade mot sporens framända.

A. A microsporidium with oval spores, as viewed in the SEM. The shrunken spore at the top has ejected the polar filament (bar 10 μm). – B. Anterior end of a longitudinally sectioned spore. The three layers of the spore wall, the anchoring disc of the polar filament, and the lamellated polaroplast are visible (bar 100 nm). – C. Part of a longitudinally sectioned *Amblyospora* spore showing the lamellar basal layer of the exospore and the anisofilar polar filament. The telescopical construction of the filament is clearly visible in the transversely sectioned coils (bar 100 nm). Arrow-heads directed anteriad.


S
PF
S
A


PP
AD
PF
P
EN
EX
B


EX
EL
EN
P
PF
C

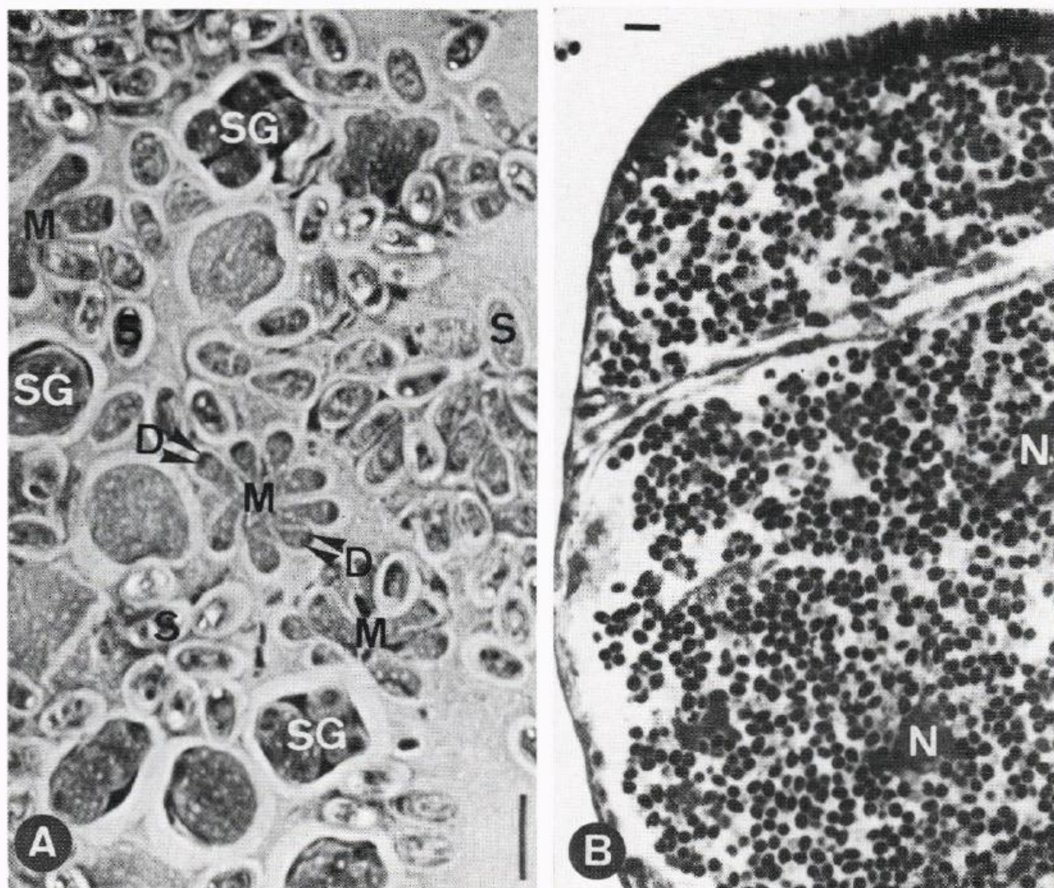


Fig. 2. – A. Mikrosporidiens olika utvecklingsstadier som de kan synas i ett färgat utstryk: rosettformade plasmodier med diplokaryotiska kärnor under merogonin, pansporoblastinneslutna plasmodier med enkla kärnor under sporogonin samt mogna sporer. Pansporoblastmembranen är så skör hos denna art att den brister då man gör ett utstryk. Därför syns inga sporgrupper. – B. Fettkroppslober hos larver av stickmyggan *Aedes vexans* med en parasitisk *Amblyospora*-art. Fettcellernas väggar har brutits ned och cellkärnorna förstorats, samtidigt som fettkroppsloberna fyllts av mikrosporidiesporer.

A. A stained smear demonstrating the different developmental stages of a microsporidium. Merogony is revealed by rosette-like plasmodia with diplokaryotic nuclei, sporogony by plasmodia with single nuclei, enclosed in sporophorous vesicles. The envelope of the sporophorous vesicle is fragile and no spore groups are visible (Giemsa stain, bar 10 μm). – B. Semithin section through larval fat body lobes of the mosquito *Aedes vexans* infected by an *Amblyospora* species. The membranes of the fat cells have been degraded and the nuclei are hypertrophied (methylene and toluidine blue, bar 10 μm).

Infektion och utveckling

Sporer kan överföras till den blivande värden på olika sätt, men vanligast är att sporer upptas med födan. Passagen genom svalg och framtarm lämnar sporen oberörd, men i mittarmens sura matsmältningsvätskor sker det något, åtminstone om sporen har hamnat hos rätt värd. Polaroplasten och den bakre vakuolen sväller, trycket i sporen ökar och plötsligt skjuts poltråden ut. Teleskopet dras ut och poltråden, som i hoprullat skick kanske är 5 gånger så lång som sporen, blir i fullt utsträckt tillstånd 20–30 gånger längre än sporen (Fig. 1A). Genom att mittarmcellerna saknar den sega vägg som bekläder fram- och baktarm, kan

den tunna polträden borra sig in i en tarmepitelcell och genom denna slang sprutas sedan sporoplasmen, kärnan och omgivande cytoplasma, in i cellen. Sporoplasmen avgränsas av en elementarmembran, som inte är sporens plasmamembran, utan förmodligen bildas av polaroplasten. Genom denna infektionsmetod kommer aldrig den känsliga sporoplasmen fri i den ogästvänliga tarmkanalen, utan den sprutas direkt i säkerhet i en cell där den kan utvecklas. Vissa mikrosporidier stannar kvar och fullbordar hela sin utvecklingscykel i tarmepitelet. Så gör exempelvis tambiets *Nosema*-parasit. Hos flertalet mikrosporidiearter lämnar sporoplasmen tarmcellerna och letar sig via kroppshålan på egen hand till den vävnad där den skall utvecklas.

Sedan sporoplasmen trängt in i en cell där den kan utvecklas inleds förökningsfasen. Kärnan delar sig upprepade gånger och det uppkommer en cell med 2, 4, 8 eller flera kärnor, ett s k plasmodium (Fig. 2A). Antalet kärndelningar är ofta konstant för arten. På en gång avsnörs sedan dottercellerna genom att varje kärna nu omges med ett cytoplasmaskikt och en cellmembran. Denna knoppningsprocess benämnes merogoni, modercellen kallas meront och dottercellerna merozoiter. De fria merozoiterna söker sig till nya celler, kanske på ett helt annat ställe i kroppen. Hos mikrosporidier där merozoiter fungerar som spridningsstadier följer flera merogonier efter varandra.

Efter avslutad vegetativ fortplantning går mikrosporidien in i sporuleringsfasen. De sist producerade merozoiterna mognar till moderceller, sporonter, och deras cellvägg förtjockas. Återigen delar sig kärnan upprepade gånger och det bildas ett plasmodium med 2, 4, 8 eller flera kärnor, beroende på art (Fig. 2A). Efter fullbordad kärndelning avknoppas dotterceller, sporoblaster, som sedan direkt mognar till sporer.

Hos ett dussin mikrosporidiesläkten har det visats att sporontkärnans första delning är en reduktionsdelning, vilket leder till att sporoblasterna, och därigenom också sporerna, får halverat kromosomtal gentemot sporontkärnan. Även insektparasitiska gregariner och coccidier har en reduktionsdelning på motsvarande ställe i sin utveckling, men dessa protozoer producerar gameter som smälter samman till zygoter, varigenom kromosomtalet fördubblas. Gametbildning har däremot aldrig konstaterats hos mikrosporidier. Förekommer reduktionsdelning måste ändå på något sätt kromosomtalet fördubblas – men hur och var? Ett förslag kommer från Hazard & Brookbank (1984), som hos en myggparasitisk *Amblyospora*-art iakttagit vad som tolkades som kärnsammansmältning under merogonins inledningsfas. Genom detta åstadkommes dubblering av kromosomtalet men inte något utbyte av genetiskt material. Nyttan av en sådan procedur tål att begrundas.

Inom vissa mikrosporidiesläkten avges ett sekretskikt från sporontens vägg och sporogonin fullbordas inuti den säck, som därigenom bildas (Fig. 4B). Hela strukturen brukar benämnas pansporoblast och höljet pansporoblastmembran. Termerna är inte välvalda. Dels avgränsas inte säcken av en membran utan av en avsöndringsprodukt, och dels är strukturen inte jämförbar med pansporoblaster hos andra protozoer. Trots olämpligheten kommer ändå dessa termer att användas här. Vid sporbildning innanför en pansporoblastmembran kommer sporerna att ligga grupperade, med ett konstant antal sporer i varje grupp. Även om man i ett vanligt mikroskop sällan kan se den sammanhållande hinnan, observerar man ändå lätt de likartade sporgrupperna (Fig. 4A) och man kan därigenom konstatera att det rör sig om pansporoblastisk sporbildning.

Varje mikrosporidieart förökar sig i allmänhet endast i en eller ett fåtal vävnader i värdens kropp. Parasiterna utvecklas på värdcellernas bekostnad, men ofta inte enbart genom att den infekterade vävnaden förbrukas, utan vanligen uppstår sjukliga vävnadsförändringar (Fig. 2B). Om angreppet är begränsat till tarmkanalen kan regenerationsförmågan åtminstone delvis kompensera förstörelsen och sjukdomen blir kronisk. I andra vävnader är infektionsförloppet som regel våldsammare och den infekterade värden dör.

Amblyospora-arternas kännetecken och biologi med exempel från nattsländor

Nattsländelarver påträffas i alla typer av vattensamlingar. De flesta släpar på ett långt, konstfärdigt tillverkat rör av sammankittade sandkorn, växtdelar eller snäckskal. I rinnande, och i vissa fall även i stillastående vatten, möter man även icke husbyggande nattsländor. Dessa är förmodligen inte mera utsatta för mikrosporidieparasitism, men genom att de exponerar sin kropp avslöjas infektionen lättare än hos husbyggarna, som antagligen dör i stillhet. *Amblyospora*-arter är kända

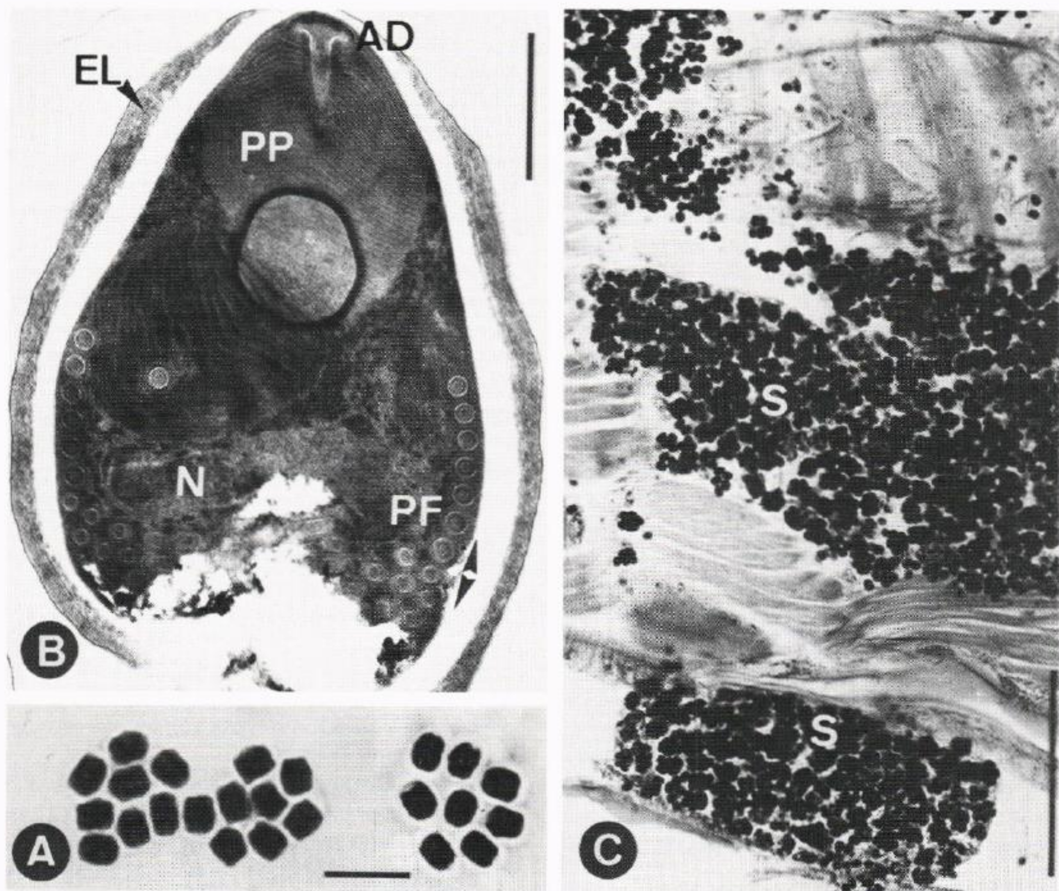
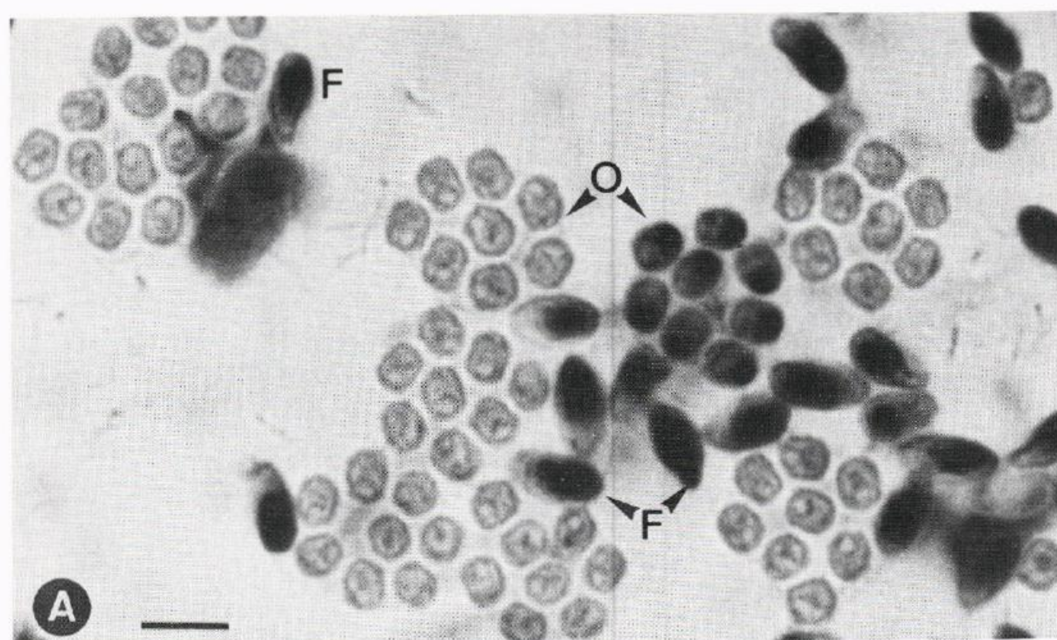


Fig. 3. Nattsländeparasiten *Amblyospora undulata*. – A. I ett utstryk ser man 8-grupper av tunnformade sporer, med platt fram- och bakända, vilket avslöjar att det rör sig om en *Amblyospora*-art. – B. Längssnittad spor med lamellär exospor och anisofilar polträd. – C. Snitt genom nattsländelarv som visar att fettkroppen brutits ned och fyllts med mikrosporidiesporer.

Amblyospora undulata, a parasite of caddisfly larvae. – A. A stained smear with barrel-shaped octospores (Heidenhain's iron haematoxylin, bar 10 μm). – B. An ultra-thin Longitudinal section through a mature octospore (bar 1 μm). – C. Longitudinally sectioned caddisfly larva showing the degraded adipose tissue filled with microsporidian spores (Heidenhain's iron haematoxylin, bar 100 μm).

Fig. 4. Nattsländeparasiten *Amblyospora callosa*. – A. I ett färgat utstryk finns både grupper av tunnformade oktosporer och ovala fria sporer. – B. Ett elektronmikroskopiskt tunnsnitt visar att de tunnformade oktosporerna ligger inneslutna i pansporoblaster.

Amblyospora callosa, a parasite of caddisfly larvae. – A. A smear showing barrel-shaped octospores together with oval free spores (Heidenhain's iron haematoxylin, bar 5 μm). – B. An ultra-thin section reveals that the octospores are enclosed in sporophorous vesicles (bar 1 μm).


F
O
F
A

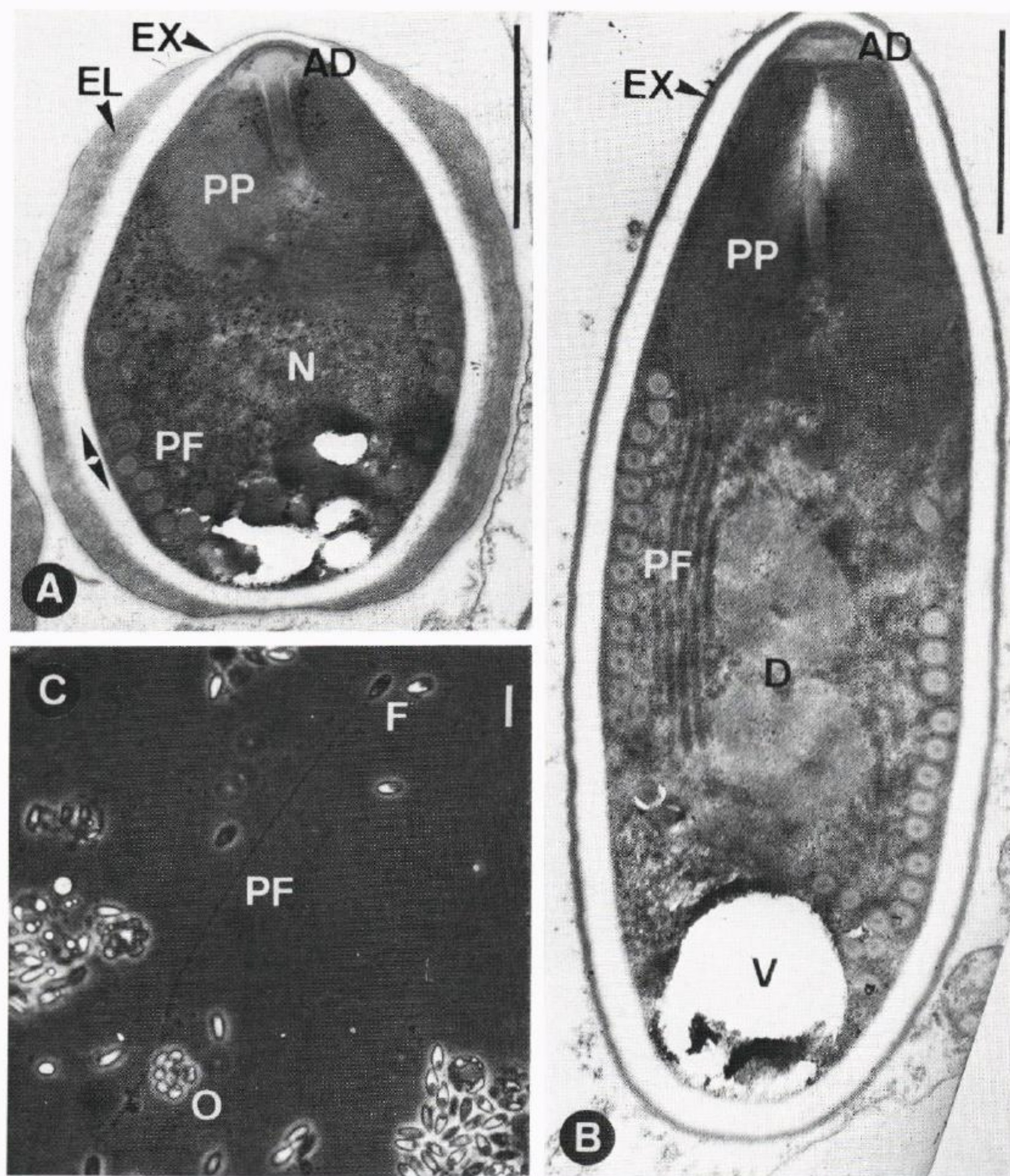


Fig. 5. *Amblyospora callosa*. – A. I en längssnittad oktospor ser man polaroplasten, den centrala kärnan och de typiska *Amblyospora*-karaktärerna: skiktat basallager i exosporen och anisofilar poltråd. – B. Längssnittad fri spor. Exosporen är tunn och homogen och poltråden är isofilar. I centrum syns två kärnor, kopplade som en diplokaryon, i bakändan vakuolen. – C. Färskt utstryk i faskontrastmikroskopi. Fria sporer kan lätt förmås att skjuta ut poltråden, oktosporer är mindre reaktionsbenägna.

Amblyospora callosa. – A. Longitudinally sectioned octospore revealing the typical *Amblyospora* characteristics (bar 1 μm). – B. Longitudinally sectioned diplokaryotic free spore with a thin exospore and an isofilar polar filament (bar 1 μm). – C. A fresh smear seen using phase-contrast microscopy. Free spores can easily be forced to eject their polar filament, but octospores are more inert (bar 10 μm).

från familjerna Polycentropidae och Rhyacophilidae och i Sverige förekommer bl a arterna *A. undulata* och *A. callosa*.

I ett utstryk från en larv infekterad med *A. undulata* möter man de typiska grupperna av 8 tunnformade sporer, oktosporer, som avslöjar att det rör sig om en *Amblyospora*-infektion (Fig. 3A). Elektronmikroskopi visar att sporerna bildas i en pansporoblast, att exosporen är osedvanligt kraftig med ett skiktat undre lager, att polträden är anisofilar och att sporen är enkärnig (Fig. 3B). Har man tillgång till en nyligen infekterad larv kan man följa den tidiga utvecklingen. Meronterna har två tätt kopplade kärnor, en diplokaryon. Under merogonin bildas ett rundat plasmodium med diplokaryotiska kärnor och i sinom tid avknoppas diplokaryotiska merozoiter. Som regel upprepas merogonin. Sporonten är diplokaryotisk och efter reduktionsdelning och efterföljande mitos har det bildats ett plasmodium med 8 enkla kärnor, inneslutet i en pansporoblast. Sporoblasterna frigöres och snart omsluter pansporoblastmembranen 8 tunnformade enkärniga sporer. *A. undulata* angriper endast fettkroppen, där cellgränserna successivt brytes ner, så att mot slutet pansporoblasterna flyter bland fettcellkärnor i en säck bildad av fettkroppslobens basalmembran (Fig. 3C).

I en larv angripen av *A. callosa* möter man en annan infektionsbild. Även här finns pansporoblaster med 8 tunnformade sporer, men dessutom ser man större, långsträckta, fria sporer (Fig. 4A). De pansporoblastiska sporerna är likartat byggda med sporerna hos *A. undulata*, men skiljer sig i numeriska karaktärer (Fig. 5A). De fria sporerna är helt annorlunda. De är långsträckt ovala, med tunn jämntjock exospor, närmast isofilar polträd och de har dubbla kärnor kopplade som en diplokaryon (Fig. 5B).

Mikrosporidier av släktet *Amblyospora* kan alltså producera två olika typer av sporer. Detta är inte unikt, men långt ifrån vanligt bland mikrosporidier. Förutom från *Amblyospora*-arter är det känt inom släktena *Parathelohania*, *Burenella* och *Vairimorpha*. De ovala fria sporerna bildas av diplokaryotiska sporonter, som efter en vanlig kärndelning ger upphov till ett plasmodium med två diplokarya. Detta sönderfaller i två sporoblaster, som vardera mognar till en diplokaryotisk fri spor. Hos *A. callosa* uppträder båda sportyperna tillsammans, hos *A. undulata* möter man bara den pansporoblastiska. Producerar *A. undulata* fria sporer? Det är ännu okänt, men tänkbart. Låt oss

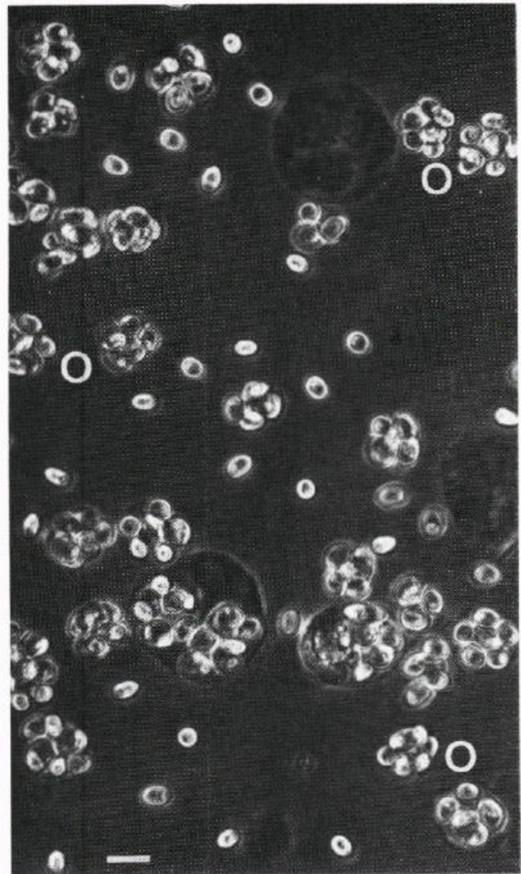


Fig. 6. Färskt utstryk från en hanlarv av *Aedes vexans* infekterad med en *Amblyospora*-art. I utstryket syns pansporoblaster med sporoblaster samt tunnformade oktosporer. Eftersom pansporoblastmembranen lätt brister syns inte 8-grupperna så tydligt. Här bildas inga fria sporer.

Smear of an *Amblyospora* species from a male larva of *Aedes vexans* seen using phase-contrast microscopy. Sporophorous vesicles with sporoblasts and octospores are visible. No free spores are produced (bar 10 μm).

granska stickmyggornas *Amblyospora*-arter, så kanske vi får en lösning på problemet.

Amblyospora och stickmyggor

Både vuxna och juvenila stickmyggor kan angripas av mikrosporidier, men man upptäcker infektionen lättast hos de juvenila. Fast ofta mindre än 1 % av larverna i en population är angripna, kan i undantagsfall infektionsfrekvensen vara så hög

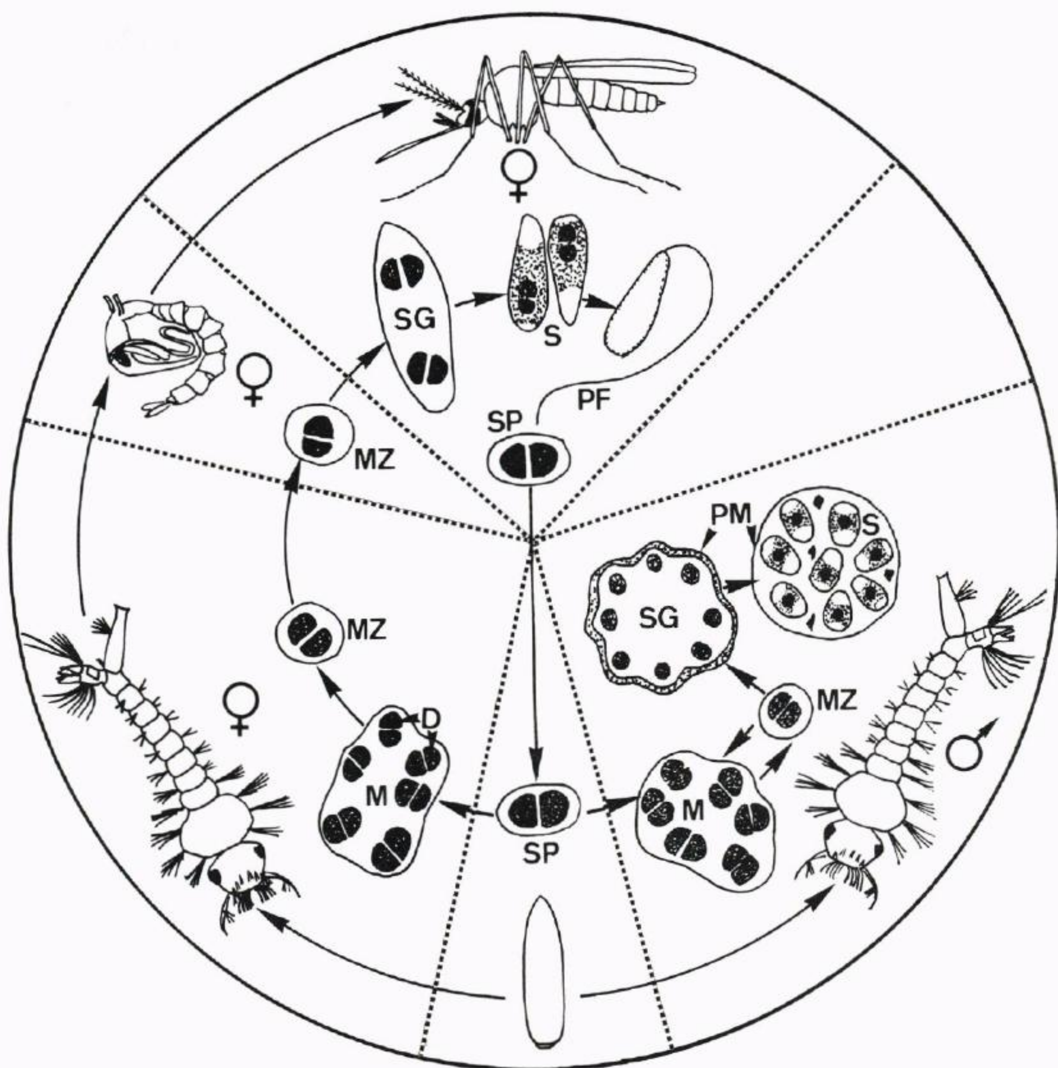


Fig. 7. Schematisk utvecklingscykel för en myggparasitisk *Amblyospora*-art. Mikrosporidien överföres transovariellt till larverna. Hos hanlarver produceras oktosporer och larverna dör före förpuppningen. Hos honlarver hejdas parasitens utveckling på ett tidigt stadium, larven förpuppas och hos den nykläckta honan bildas efter blodmåltiden fria sporer. Deras sporoplasmer infekterar äggen i ovariet.

Diagrammatic representation of the development of an *Amblyospora* species parasitic in mosquitoes. The microsporidium is transovarially transmitted. Octospores are produced in male larvae, which die. Free spores are found in adult females after their blood meal.

som 80 %. Med reservation för en omstridd systematik, kan vi idag konstatera att mikrosporidier av åtminstone 14 släkten angriper stickmyggor. De verkliga myggspecialisterna finner man i släktena *Parathelohania*, där samtliga 12 namngivna arter är myggparasiter, och *Amblyospora*, där 18 av de 26 arterna lever hos stickmygg. För detaljer om dessa mikrosporidier hänvisas till arbeten av Hazard & Anthony (1974) och Hazard & Oldacre (1975).

Infekterade mygglarver känns igen på deras vita färg. I ett utstryk ser vi tunnformade sporer,

ibland i 8-taliga grupper, men aldrig några fria sporer (Fig. 6). En närmare granskning visar att samtliga infekterade mygglarver är hanar – alla honlarver i populationen ser helt normala ut. Finner vi även tidiga infektionsstadier i larven, känner vi igen den normala *Amblyospora*-bilden: diplokaryotisk merogoni och pansporoblastisk sporogoni med reduktionsdelning (Fig. 7). Infekterade hanar dör som fjärdestadielarver, bryts ner och sporerna frigöres i vattnet, för att kanske senare hamna i tarmen av en annan mygglarv. Detta sker förmodligen, men någon ny infektion etableras inte. De pansporoblastiska sporerna är så vitt känt inte infektionsdugliga för den normala värden. Vi vet fortfarande inte om dessa sporer har någon funktion.

Skall infektionsgåtan lösas får vi även granska honlarverna. Dessa, som till synes är helt friska, förpuppas i sinom tid och snart kläcks mygghonorna. Efter parning och blodmåltid är de redo att börja lägga ägg. Dissekerar vi en sådan hona, kommer vi att finna typiska mikrosporidiesporer, fria och med långsträckt oval form – dvs *Amblyospora*-sporer av den andra typen. Både han- och honlarver var parasiterade från början. Hanlarverna dog av en medfödd barnsjukdom – hos honorna gjorde parasiten sig påmind först efter könsmognaden.

Hos honorna finner vi de fria sporerna i anslutning till ovarierna. Inom 24 timmar efter blodmåltiden har polträdarna utlösts och sporoplasmerna släppts fria. Dessa invaderar äggcellerna och parasiten överföres transovariellt, dvs honan lägger parasiterade ägg (Fig. 7). När embryonalutvecklingen nått så långt att det bildats oenocyter (stora celler av hudursprung, som bl a anses producera lipoprotein till epikutikulan), penetreras dessa av sporoplasmer och här genomgår mikrosporidien den första merogonin. I och med detta avstannar parasitens utveckling hos honlarven. Hos hanlarven lämnar första generationens merozoiter oenocyterna, de förflyttar sig till fettkroppen och där genomgår de ytterligare merogonier, för att slutligen sporulera. Fettkroppen förbrukas, fylles med sporer och larven dör före förpuppningen.

När mygghonan kläcks väckes de vilande parasiterna och förökningen kommer på nytt igång, men nu med accelererad hastighet och oenocyterna sväller i takt med att de fylles av parasiter. Hos tvåvingar frigöres oenocyterna från huden varefter de cirkulerar med blodet, för att vanligtvis uppfångas av fettkroppen. Infekterade oenocyter transporteras till ovariernas närhet, där inom ett dygn efter blodmåltiden mikrosporidierna sporulerar och därefter invaderar äggen. Parasitens sporulation utlöses av hormonet 20-hydroxiecdyson, som avges från ovarierna efter blodmålet (Lord & Hall 1983) – en perfekt koppling mellan värdens och parasitens reproduktion.

Slutord

Alla stickmyggornas *Amblyospora*-arter har inte en utveckling, som genom ett långt evolutionsförlopp perfekt synkroniserats med värdens fortplantning. Vissa *Amblyospora*-arter producerar pansporoblastiska sporer både i han- och honlarver, som båda dör av infektionen. Till synes friska honlarver är verkligen friska och som fullbildade överför de inte parasiter till nästa generation. Hos mygghonor insamlade i fält finns fria sporer och den transovariella överföringen är begränsad till en generation. Andra *Amblyospora*-arter dödar en viss proportion av både han- och honlarver till följd av pansporoblastisk sporbildning. Till synes friska honlarver förpuppas och kläcks, men trots att man aldrig kunnat finna fria sporer hos honorna, överför de parasiten transovariellt. Om äggen invaderas av vilande merozoiter eller om det tillgår på annat sätt är okänt. Andreadis (1982) och Hall & Lord (1982) ger litteraturhänvisningar till detaljerade undersökningar av enskilda *Amblyospora*-arter hos stickmyggor.

Det är uppenbart att det inte finns någon enkel förklaring till varför vi inte fann fria sporer hos *A. undulata*. Kanske finns de hos honor och väntar på att bli upptäckta. Kanske skulle de produceras hos larven om bara betingelserna vore de rätta. Det har visats att sporulationen inom det dimorfa mikrosporidiesläktet *Burenella* är temperaturberoende (Jouvenaz & Lofgren 1984). Fria sporer och oktosporer har olika temperaturoptima och proportionerna mellan sportyperna varierar beroende på vid vilken temperatur värdinsekten utvecklats. Det är bara att konstatera, att för majoriteten av *Amblyospora*-arterna känner vi inte mer än den pansporoblastiska sporogonin. Det kan inte uteslutas att släktet är heterogent och att enbart en del av arterna producerar två olika sportyper.

Den olösta gåtan med oktosporer som inte infekterar den normala värden kvarstår. Att båda sportyperna, som finns tillsammans hos *A. callosa*, inte är lika reaktionsbenägna, kan lätt ses. Med konstlade medel kan man förmå mikrospori-

diesporen att skjuta ut polträden. De fria sporerna av *A. callosa* gör det villigt, men oktosporerna motstår retningen (Fig. 5C). Det är svårt att acceptera att en sporogoni är ett blindspår. Kanske är oktosporerna infektionsdugliga för en annan art. Undeen & Avery (1984) matade *Culex*-larver med sporer av en *Amblyospora*-art från *Anopheles*-larver och vice versa. Efter 30 minuter granskades tarminnehållet och det visade sig att en hög procent av *Amblyospora*-sporer från *Culex* utlöste polträdarna i *Anopheles*-tarm och tvärt om. Tyvärr fullföljdes inte experimentet, så vi vet ej om det kunde leda till infektion.

Det är tänkbart att oktosporerna infekterar en mellanvärd, som sedan återför infektionen till den normala värden, även om värdväxling inte är känd från mikrosporidier. Men kanske är förklaringen enklare än så. Oktosporerna kanske helt enkelt fordrar en längre mognadsperiod utanför värdens kropp, innan de blir infektionsdugliga – sådant är exempelvis känt från myxosporidier och coccidier.

Lina Hansén, Inga Jogby, Inger Norling och Inga-Lill Palmquist, Zoologiska institutionen, Lunds Universitet, tackas för skicklig hjälp med preparationer och utskrift av manuskript.

Litteratur

Andreadis, T. G. 1982. Life cycles and pathology of some microsporidian pathogens of mosquitoes. – Proceedings IIIrd International Colloquium of Invertebrate Pathology, Brighton 1982: 387–392.

Comparative Pathobiology (L. A. Bulla Jr. & T. C. Cheng, ed.): I. Biology of the microsporidia, 1976. II. Systematics of the microsporidia, 1977.

Hall, D. W. & Lord, J. C. 1982. Amblyospora (Microspora: Thelohaniidae) parasites of Florida mosquitoes and their biology. – J. Fla Anti-Mosquito Ass. 53: 12–16.

Hazard, E. I. & Anthony, D. W. 1974. A redescription of the genus Parathelohania Codreanu 1966 (Microsporida: Protozoa) with a reexamination of previously described species of Thelohania Henneguy 1892 and descriptions of two new species of Parathelohania from anopheline mosquitoes. – U. S. Dept. Agric. techn. Bull. 1505, 26 pp.

Hazard, E. I. & Brookbank, J. W. 1984. Karyogamy and meiosis in an Amblyospora sp. (Microspora) in the mosquito Culex salinarius. – J. Invertebr. Pathol. 44: 3–11.

Hazard, E. I. & Oldacre, S. W. 1975. Revision of Microsporida (Protozoa) close to Thelohania, with descriptions of one new family, eight new genera, and thirteen new species. – U. S. Dept. Techn. Bull. 1530, 104 pp.

Jouvenaz, D. P. & Lofgren, C. S. 1984. Temperature-dependent spore dimorphism in Burenella dimorpha (Microspora: Microsporida). – J. Protozool. 31: 175–177.

Larsson, R. 1979. Mikrosporidier – djurvärldens pygméer. – Fauna och flora 74: 241–258.

Larsson, R. 1983. Identifikation av mikrosporidier (Protozoa, Microspora). – Mem. Soc. Fauna Flora fenn. 59: 33–51.

Lord, J. C. & Hall, D. W. 1983. Sporulation of Amblyospora (Microspora) in female Culex salinarius: induction by 20-hydroxyecdysone. – Parasitology 87: 377–383.

Undeen, A. H. & Avery, S. W. 1984. Germination of experimentally nontransmissible microsporidia. – J. Invertebr. Pathol. 43: 299–301.